

ESTRUCTURA NUMÉRICA DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS DERIVADORES EN LA ZONA DE RITRAL DEL RÍO MEDELLÍN

NUMERICAL STRUCTURE OF DRIFTING AQUATIC MACROINVERTEBRATES IN THE RITRAL ZONE OF MEDELLIN RIVER

Marta Liliana Quiñones¹, John Jairo Ramírez² y Abel Díaz³

Resumen

Se hicieron seis muestreos en la zona de ritral del río Medellín, con la finalidad de establecer el patrón de deriva de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos presente en esta zona del río. Se pusieron dos redes de deriva a intervalos de 12 horas en los períodos diurno y nocturno. La prueba U de Mann-Whitney mostró que para la densidad ($p = 0.30$) y la diversidad ($p = 0.75$) no se obtuvieron diferencias significativas entre períodos, lo cual significa que la estructura de la comunidad de macroinvertebrados derivadores fue similar en ambos. El orden Trichoptera presentó la mayor densidad de deriva en ambos períodos y el género *Marilia* fue el único taxa que mostró preferencia por la deriva nocturna. De las variables climáticas y físicas evaluadas, sólo los sólidos totales ($p = 0.047$) y la descarga ($p = 0.030$) mostraron relaciones significativas con la densidad de deriva. Se concluye entonces que la deriva presentó un patrón aperiódico y se ajusta al tipo conductual pasivo, aunque no puede descartarse la influencia de los otros tipos de deriva. Los resultados obtenidos no concuerdan con el patrón diurno de deriva hallado en otras investigaciones.

Palabras claves: deriva, ritral, macroinvertebrados acuáticos, estructura numérica

Abstract

In the ritral zone of river Medellín six drift samples of aquatic macroinvertebrates were taken. The objective of these samples was to obtain the drift pattern of aquatic macroinvertebrates at this river zone and the changes of numerical structure between day and night periods. Two drift nets were put at 12 hours intervals in diurnal and night periods. Mann-Whitney test showed no significant differences between periods for density ($p = 0.30$) and diversity ($p = 0.75$). This means that community structure obtained was very similar. The order Trichoptera showed the highest drift density and *Marilia* was the only taxa that preferred night drift. Among evaluated climatic and physical variables only total solids ($p = 0.047$) and discharge ($p = 0.030$) showed significant influence on drift density. The kind of drift obtained corresponds to passive behavioral type and the pattern is aperiodical but can't be discarded the influence of the other types of drift. Results obtained are not in agreement with the night pattern showed for drift in other investigations.

Key words: drift, ritral zone, aquatic macroinvertebrates, numerical structure

INTRODUCCIÓN

La deriva puede ser definida como el transporte río abajo de organismos acuáticos por la corriente. Este fenómeno se presenta debido a que los invertebrados acuáticos poseen una habilidad de natación limitada y aparentemente son llevados río abajo; por ello, este fenómeno ha sido llamado 'deriva de macroinvertebrados', 'deriva de organismos', 'deriva orgánica' o simplemente 'deriva'. Se considera que es un fenómeno constante que ocurre a todas las horas del día y la noche, y que está determinado por una

serie compleja de factores que incluyen la densidad de estos organismos en el bentos, el estado de su historia vital, su actividad y conducta y la velocidad de la corriente a la cual están expuestos (Elliot, 1967a).

Mientras que la mayoría de las descripciones sobre deriva se refieren a invertebrados, el transporte río abajo también ha sido observado para taxa del perifiton y algunas larvas de peces y anfibios (Allan, 1995).

Recibido: octubre de 1998; aprobado para publicación: diciembre de 1998

¹ Bióloga, Universidad de Antioquia.

² Departamento de Biología Universidad de Antioquia, AA 1226, Medellín, Colombia. E-mail:jjram@matematicas.udea.edu.com

³ Asesor estadístico del posgrado en Ciencias Biomédicas de la Facultad de Medicina de la Universidad de Antioquia.

La deriva fue descubierta en 1928, pero sólo a partir de 1950 atrajo la atención de la comunidad científica (Brittain y Eikeland, 1988) y ha sido reconocida como una característica del bentos por cerca de 60 años (Needham, 1928; Bishop y Hynes, 1969). Aparentemente, Dendy (1944) fue el primero que expresó el concepto de la deriva de organismos como un proceso normal que se presenta en ecosistemas lóticos aun cuando el flujo o la velocidad de la corriente sean bajos. Pero llegó a estar sujeta a serios cuestionamientos después de que los estudios de Müller (1954) en un río sueco lo llevaran a proponer que el vuelo compensatorio río arriba por adultos en el 'periodo de postura' (el ciclo de colonización) era necesario para compensar las pérdidas ocasionadas por la deriva río abajo.

Se considera que existen, en general, tres tipos de deriva (Waters, 1965):

1. Deriva catastrófica. Está asociada usualmente con las condiciones de descarga durante las que el sustrato es físicamente perturbado por altas descargas u otros eventos tales como sequías, altas temperaturas, bloques de hielo, actividades humanas, etc.

2. Deriva conductual. Es la que exhibe un patrón predecible, que consiste generalmente en un pronunciado incremento nocturno. Cuando es el resultado de alguna característica conductual del organismo, como por ejemplo la respuesta a los cambios en la intensidad lumínica, se denomina indirecta o pasiva. Cuando un organismo por ejemplo escapa de un predador y entra en la columna de agua, se le llama activa.

Deriva constante o causal. Es la más fácilmente detectada durante el día. Se considera que es de bajas densidades debido al desalojo accidental del sustrato por cualquier especie como resultado de cualquier tipo de actividad diurna.

Sin embargo, Elliot (1967a, b) no considera estos tipos de deriva, pues su hipótesis de los mecanismos causantes de la deriva combina todos los factores que ocasionan que un individuo sea llevado río abajo por la corriente.

Por otra parte, el hallazgo de Moon (1940) de que los sustratos artificiales colocados sobre el fondo eran colonizados más rápidamente durante la noche que

durante el día, presagió el descubrimiento de que la actividad de deriva exhibe un ritmo nocturno. Descubrimientos posteriores (Tanaka, 1960; Waters, 1962; Müller, 1965) corroboraron este patrón. Se sabe, por ejemplo, que las variaciones de este fenómeno dan lugar a la periodicidad diaria (definida como un patrón recurrente en un periodo de 24 horas), que se incrementa en la noche, especialmente durante el periodo posterior a la caída del sol, y disminuye antes de la salida del mismo (Brittain y Eikeland, 1988).

La deriva capacita a los organismos para escapar de situaciones físicas, químicas o biológicas desfavorables. Provee también una oportunidad para colonizar nuevos hábitats y previene la superpoblación en las áreas altas de los ríos. Además, parece ser que algunos invertebrados acuáticos entran intencionalmente en ella como parte de su comportamiento de forrajeo. Esto se basa en evidencias de deriva en flujos considerados extremadamente bajos para promover un desalojo accidental y en estudios de laboratorio en los que la deriva se incrementa cuando la fuente de alimento es consumida (Allan, 1978 y 1995). También habría que decir que, según Waters (1961, 1965), la deriva representa un exceso de producción cuya función es remover los organismos excedentes y hacerlos disponibles para niveles tróficos superiores, especialmente para los peces comedores de organismos derivadores.

En los estudios de deriva, el mayor interés ha sido encontrar la causa última de este fenómeno: quiénes exhiben una fuerte periodicidad nocturna, quiénes entran a la deriva (y si los que entran lo hacen a propósito), y qué papel desempeña este fenómeno en el funcionamiento biológico de los ríos (Allan, 1995). Sin embargo, no se tiene la comprensión clara de ese papel (Brittain y Eikeland, 1988). Más aún, la comprensión de los mecanismos que rigen la deriva de las comunidades de macroinvertebrados bénticos en ríos se complica por el hecho de que las técnicas de muestreo no siempre revelan la estructura de la comunidad presente (Allan, 1995).

Sobre deriva de macroinvertebrados acuáticos existe abundante literatura en zonas templadas, pero pocos estudios en zonas tropicales y subtropicales (Hynes, 1975; Cowell y Corew, 1976; Turcotte y Harper, 1982, entre otros). Para Colombia, esta investigación representa el primer intento reportado de evaluar este

fenómeno. En ella se compara la estructura numérica de la comunidad de macroinvertebrados bénticos derivadores en los periodos diurno y nocturno en la zona de rital del río Medellín y se establece la influencia de algunas características climáticas y físicas de interés en el patrón de deriva.

METODOLOGÍA

Descripción del área de muestreo

La zona de estudio (Alto de San Miguel) se encuentra dentro de una reserva ecológica localizada entre las veredas La Clara y La Mina, en la Cordillera Central de los Andes de Colombia, al sureste del municipio de Caldas, a una altitud de 1900 m. Pertenece al grupo Ayurá-Montebello, compuesto por rocas metasedimentarias de las eras paleozoica o precámbrica (Botero, 1963). Sus coordenadas geográficas son 6° 03' N y 75° 37' O. Las cabeceras de las subcuencas de las quebradas Santa Isabel, La Moledora, La Vieja, y el río Medellín propiamente dicho, son las comprendidas dentro de la reserva ecológica del Alto de San Miguel (fig. 1).



Figura 1. Río Medellín, zona de rital. Localización general de la estación de muestreo.

El clima de la zona es de régimen tropical de montaña, con una temperatura media anual que varía entre 12 y 20 °C y una precipitación anual que oscila entre 2000 y 3500 mm (Empresas Públicas de Medellín, 1982).

El área de la reserva presenta relieves fuertemente ondulados y muy escarpados en las vertientes. Los

suelos se han desarrollado a partir de depósitos de cenizas volcánicas, son profundos a moderadamente profundos (IGAC, 1979) y se usan para ganadería y pequeños cultivos de papa, hortalizas y frutales. Algunas áreas están reforestadas con cipreses, pinos y eucaliptos. Además de zonas de pastoreo y rastrojo también hay pequeños parches de bosque secundario en proceso de tala (Instituto Mi Río, 1996).

Debido a que en la cabecera hidrográfica del nacimiento del río Medellín sólo hay una estación pluviométrica en la parte baja del municipio de Caldas, el comportamiento espacial de la precipitación se consideró uniforme en toda la cuenca.

Toma de datos

Los muestreos se llevaron a cabo en una estación situada en la zona de rital del río Medellín, en un periodo de tres meses, durante los cuales se llevaron a cabo seis colectas. El 23 de septiembre de 1997 se llevó a cabo el primer muestreo y de ahí en adelante se continuó hasta el 25 de octubre. Durante los meses de noviembre y diciembre se interrumpieron los muestreos debido a las difíciles condiciones climáticas, y se reanudaron el 31 de enero. El último fue efectuado el 1 de marzo de 1998.

Variables biológicas

En la estación de muestreo se pusieron dos redes de deriva (con malla de 350 m) durante 24 horas, empezando a las 06:00 horas. Cada 12 horas se retiraron las redes, se recolectaron todos los organismos retenidos en ellas, se separaron por red, y se fijaron en alcohol al 75%. Luego, en el laboratorio, se separaron los terrestres de los acuáticos y se identificaron, en lo posible, hasta género. Después de ser identificados y contados se calculó la densidad de cada población por muestreo y por período según la siguiente fórmula propuesta por Sagar y Glova (1992):

$D = (Ab)/(T.V.A)$, en la que

D = densidad de la población de macroinvertebrados derivadores, en individuos por metro cúbico.

Ab = abundancia por población de macroinvertebrados derivadores.

T = tiempo de exposición de la red (12 horas).

V = velocidad de la corriente en la boca de la red (m/seg).

A = área total de la red (0.838 m²)

Variables climáticas y físicas

Cada cuatro horas se midieron las variables climáticas temperatura del aire y fases de la luna y las físicas velocidad de la corriente, descarga, sólidos totales y temperatura del agua.

Los datos de pluviosidad fueron suministrados por el IDEAM. La temperatura del aire se midió con un termohigrómetro. La estimación de las fases lunares se efectuó de acuerdo con lo propuesto por Reisen y Prins (1972), para lo cual se estableció una escala cualitativa con un rango de cero a tres, en la que cero es el comienzo de la luna nueva y tres es el comienzo de la luna llena.

La descarga se calculó con base en la batimetría de cuatro secciones transversales del río, en tramos rectos, de sección uniforme y pendiente relativamente constante. El área obtenida de las cuatro secciones se promedió para obtener un área media. La velocidad del agua se determinó puntualmente en diferentes puntos de la sección transversal y en la boca de la red, con un corrientómetro de hélice.

Los sólidos totales disueltos y la temperatura del agua se midieron con un conductímetro marca WTW.

Tratamiento de los datos

Para cada una de las variables medidas se efectuó un análisis descriptivo de los datos obtenidos. Para ello se utilizó la media aritmética muestral como estadístico de posición, y el coeficiente de variación de Pearson como estadístico de dispersión relativa.

La estructura numérica de la comunidad en cada muestreo se describió con base en las variaciones de la diversidad, la composición de especies, la riqueza de taxa (Margalef, 1958), la equidad (Pielou, 1975), la diversidad (Shannon y Weaver, 1949), la dominancia (Simpson, 1949) y la densidad numérica. Esta última se representó mediante curvas de importancia de taxa.

La prueba de Mann-Whitney se usó para comparar la variación de los índices de diversidad entre muestras. La misma prueba se aplicó para comparar las densidades medias para los 16 taxa más abundantes. Éstos se escogieron con base en su presencia en al menos cinco de los seis muestreos realizados en cada período.

La dependencia entre las densidades totales diurnas y nocturnas con las variables climáticas y físicas elegidas se realizó mediante análisis de regresión lineal simple.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el período diurno se encontraron un organismo del orden Acari, cinco familias, dos subfamilias y 25 géneros, para un total de 33 taxa; en el nocturno, se hallaron nuevamente un organismo del orden Acari, cinco familias, una subfamilia y 29 géneros, que totalizaron 35 taxa.

Para el período completo de muestreo se hallaron 23 familias, tres subfamilias y 29 géneros. Los 29 géneros reportados pertenecen a los órdenes Plecoptera (1), Tricoptera (9), Coleoptera (4), Ephemeroptera (6), Diptera (8) y Hemiptera (1).

Cambios en la estructura numérica entre muestreos en el período diurno. En la figura 2A se observan las variaciones entre muestreos para los índices de diversidad (CV = 9.5%), equidad (CV=4.2%), riqueza (CV = 20.5%) y dominancia (CV=18.8%), las cuales fueron relativamente bajas en este período. La riqueza fue la que presentó la mayor variabilidad, y obtuvo su valor más alto (4.5) en el primer muestreo, a diferencia de la diversidad, que alcanzó el mayor incremento en el quinto muestreo ($H' = 2.55$ nat/ind). Dicho incremento se debió al aumento en la contribución proporcional de los taxa en este muestreo ($J = 0.87$) (fig. 3) y a la disminución en la dominancia ($D = 0.08$) causada por la decadencia de los taxa dominantes desde el primer muestreo hacia el quinto.

En este período las variaciones en la diversidad se mostraron significativamente asociadas a las variaciones en la riqueza ($r = 0.82$, $p = 0.043$). Por ello, las disminuciones drásticas en la riqueza afectaron en igual medida a la diversidad, pues la equidad varió poco (fig. 3).

La disminución en la diversidad del quinto hacia el sexto muestreo (fig. 2A) se debió a un aumento en la densidad relativa de la subfamilia Orthocladinae que varió entre el 12.3% en el quinto muestreo y el 27% en el sexto, lo que ocasionó un incremento de 1.6 veces en el valor de la dominancia y, consecuentemente, una disminución en la diversidad y la equidad entre los muestreos mencionados (fig.3).

La diversidad y la equidad incrementaron sus valores a partir del cuarto muestreo, debido a la disminución de las poblaciones dominantes (fig. 4), como *Marilia*, *Anacroneuria* y los miembros de la subfamilia Orthocladinae. De esta forma, la disminución en la dominancia permitió que otros grupos taxonómicos tuvieran la oportunidad de ampliar su nicho, facilitando de este modo los incrementos en la equidad y la diversidad.

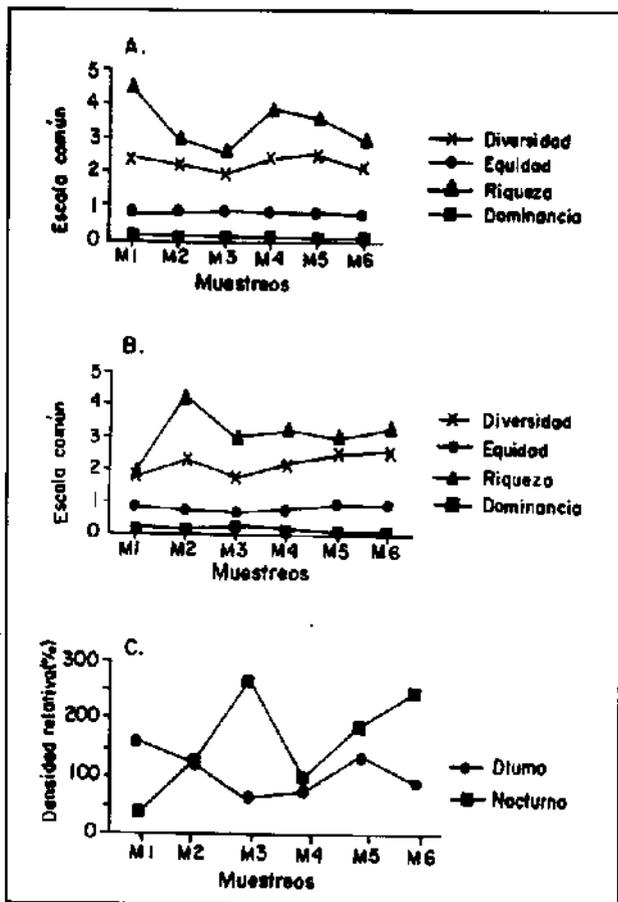


Figura 2. Río Medellín, zona de ritral. Variación temporal de los índices ecológicos en los periodos diurno (A) y nocturno (B) y de la densidad relativa (C).

Cambios en la estructura numérica entre muestreos en el período nocturno. En este período (fig. 2B) las variaciones de diversidad (CV=15.9%), equidad (CV=12.1%) y riqueza (CV=24.1%) también fueron bajas. La dominancia presentó una variabilidad más pronunciada (CV=46.4%), que fue 2.9, 3.8 y 1.9 veces mayor que la de los demás índices en este período. Su valor más alto (D=0.27) ocurrió en el tercer muestreo, debido al incremento en la densidad relativa del género *Anacroneuria*, que alcanzó en este muestreo un valor cercano al 50% (fig. 4).

Durante este periodo, ni las variaciones de riqueza ($r=0.51$, $p=0.29784$) ni las de equidad ($r=0.72$, $p=0.10582$) incidieron significativamente en la diversidad (fig. 2B), a pesar de los valores relativamente altos de los índices de correlación respectivos.

La prueba U de Mann-Whitney no mostró diferencias significativas entre los valores de diversidad encontrados en ambos periodos ($p=0.75$).

Variaciones en la densidad de deriva. Para el período diurno la densidad media de macroinvertebrados derivadores fue 108.2 38.8 ind/m³, con un CV de 35.8%. Para el período nocturno dicho valor fue 162.3 55.2, con un CV de 55.2%. Las variaciones de la densidad nocturna fueron entonces 1.5 veces mayores que las del período diurno.

En el período diurno el valor más alto de densidad se presentó en el primer muestreo (161.9 ind/m³), y los géneros *Anacroneuria* y *Macrelmis* fueron los que más contribuyeron a este resultado (figs. 2C y 3). Además, este muestreo fue el que mostró la mayor cantidad de taxa (23) en el período diurno. Nótese que la velocidad del agua (1.22 m/s) y la descarga (0.53 m³/s) presentaron el segundo mayor valor de todo el período diurno (fig. 5). Por el contrario, en el primer muestreo del período nocturno (figs. 2C y 4) se registró la menor densidad de todas las temporadas de muestreo, pues se observaron solamente nueve taxa, entre los cuales los géneros *Marilia*, *Atanatolica* y *Anacroneuria* fueron los mayores contribuyentes (fig. 4). Esto ocurrió a pesar de que la velocidad y el caudal mostraron valores altos (fig. 5).

En el tercer muestreo del período diurno se presentó una drástica disminución de la densidad de macroinvertebrados derivadores (60.6 ind/m³), debida a una reducción en la velocidad del agua

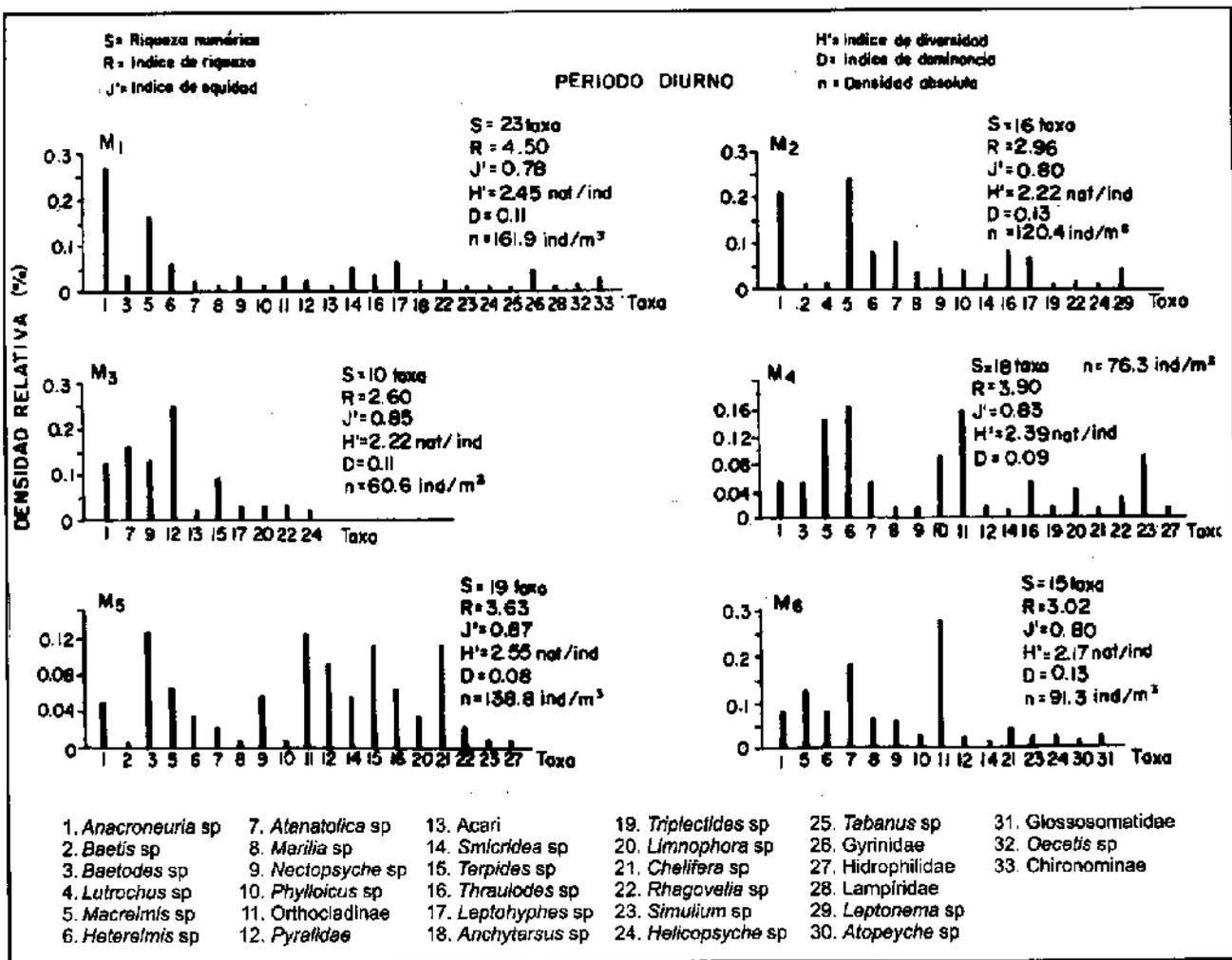


Figura 3. Río Medellín, zona de ritral. Periodo diurno. Dinámica temporal de la estructura numérica de la comunidad de macroinvertebrados derivadores.

(0.63 m/s) y en el caudal (0.23 m³/s) (fig. 5). Esta disminución en la deriva diurna en este muestreo (fig. 2C) contrasta con la densidad del periodo nocturno obtenida en este mismo muestreo (270.2 ind/m³, fig. 4), la cual fue la mayor registrada a pesar de la disminución en la velocidad del agua y en el caudal (fig. 5). En este muestreo, el género *Anacroneuria* fue el dominante absoluto (fig. 4).

En el periodo diurno (fig. 2C) la densidad de deriva registró un aumento sostenido desde el tercero hacia el quinto muestreo, presentando este último una densidad de deriva un poco menor que la registrada en el primer muestreo de este mismo periodo (fig. 2C). Dicho incremento se debió a un aumento en el número de taxa derivadores, que pasaron de 10 taxa (en el tercer muestreo) a 19 (en el quinto) (fig. 3). Nótese que el mayor incremento real (ocho taxa) se presentó del tercero al cuarto muestreo, cuando la

velocidad y el caudal se incrementaron 1.8 y 2.4 veces, respectivamente (fig. 5).

La densidad de macroinvertebrados derivadores disminuyó hacia el final del periodo diurno (fig. 3), debido quizás a que no se presentaron variaciones bruscas ni en la velocidad del agua ni en la descarga del quinto hacia el sexto muestreo (fig. 5).

Durante el periodo nocturno de muestreo, la deriva de macroinvertebrados mostró también un aumento prolongado (150.4 ind/m³) del cuarto hacia el sexto muestreo (figs. 2C y 4), ocasionado por un pequeño aumento en el número de taxa derivadores (dos taxa) y en la contribución relativa de *Marilia*, que fue 1.5 veces mayor en el sexto periodo. Nótese en la figura 5 que del cuarto hacia el quinto muestreo la velocidad del agua y el caudal disminuyeron drásticamente (1.6 veces aproximadamente en

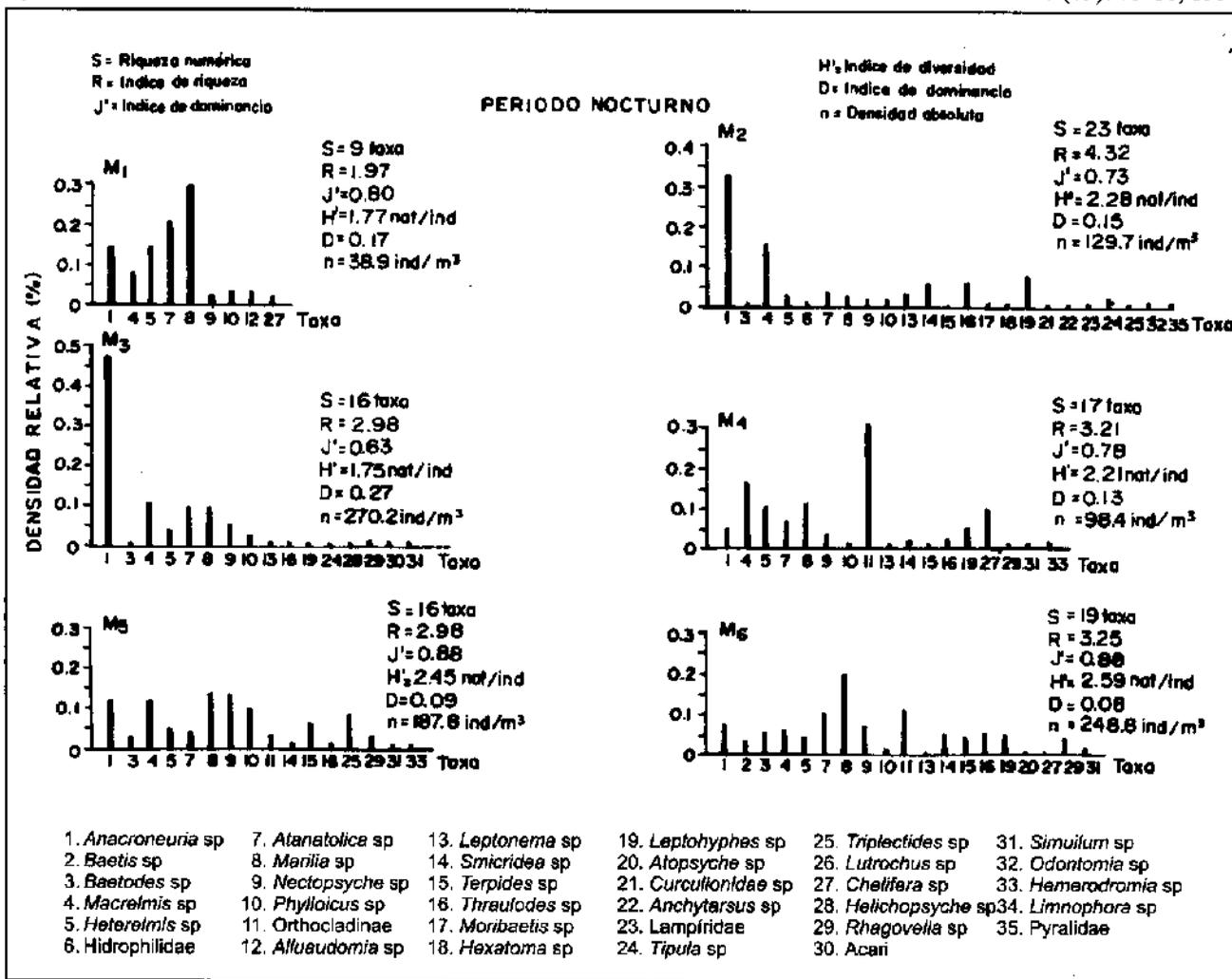


Figura 4. Río Medellín, zona de ritral. Periodo nocturno. Dinámica temporal de la estructura numérica de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos derivadores.

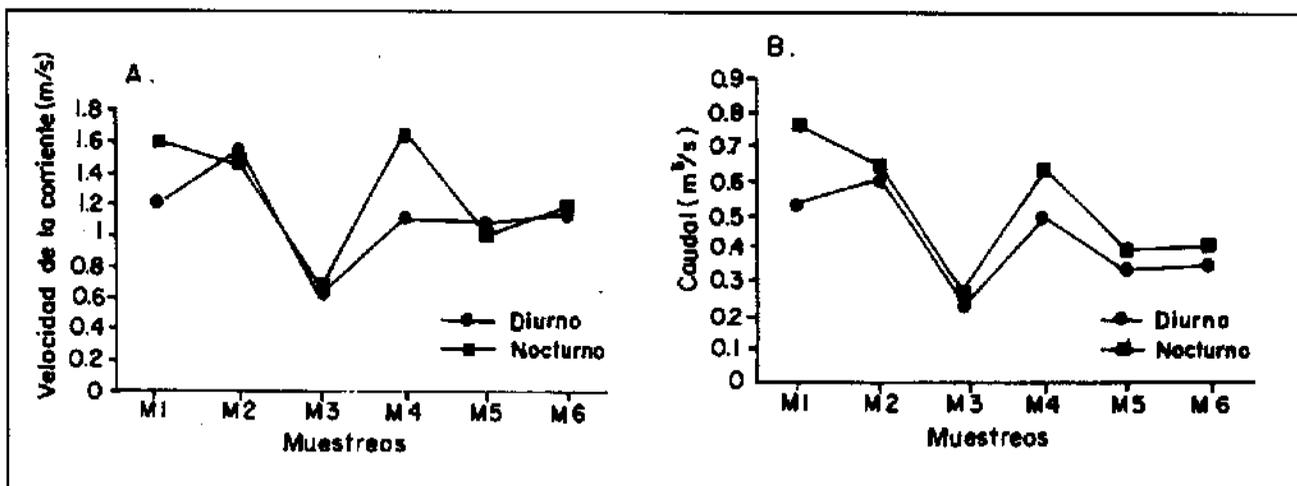


Figura 5. Río Medellín, zona de ritral. Variación temporal de la velocidad de la corriente (A) y el caudal (B) en los periodos diurno y nocturno.

ambos casos). Este hecho disminuyó la riqueza numérica en tan sólo un taxa, pero redujo 10 veces la densidad de los individuos de la subfamilia Orthocladinae entre los muestreos mencionados (fig.4). Sin embargo, no afectó la densidad de deriva como un todo, pues como ya se mencionó, ésta se incrementó 1.9 veces del cuarto hacia el quinto muestreo. Del quinto al sexto muestreo, la velocidad del agua fue 1.2 veces la registrada en el anterior (fig.2C), pero no ocurrió lo mismo con el caudal (fig.5). Este incremento en la velocidad fue el responsable del aumento en la densidad de deriva entre estos dos muestreos, correspondiente a 1.3 veces la velocidad de la cuarta colecta.

La prueba de Mann Whitney mostró que no se presentaron diferencias significativas entre las densidades poblacionales de los dos periodos ($p=0.30$). Estos resultados no concuerdan con lo reportado en la mayoría de los estudios, en los que la densidad es significativamente mayor en el período nocturno (Waters 1961; 1965; Brittain y Eikeland, 1988; Schreiber, 1995, entre otros). Esta ausencia de diferencias significativas pudo deberse a varias causas:

1. A la ausencia de competición por alimento y/o espacio. Como consecuencia, no habrá diferencias en la densidad de deriva, pues no será necesario exponerse al flujo para 'buscar' estos dos factores ecológicos. Según Allan (1995), la conducta alimentaria determina la deriva: mayor deriva en individuos que consumen alimento distribuido en parches (predadores y algunos detritívoros) y menor en los que se alimentan de bacterias, las cuales están distribuidas más uniformemente. Si hay suficiente o excesivo alimento, la deriva disminuye pues no hay que ir a buscarlo a la cima de las piedras ni hay que desalojar el hábitat para ir a otra parte a procurarlo. Según Urrego y Ramirez (1998, sometido a Caldasia), la zona de rital del río Medellín se comporta como un sistema oligotrófico, con productividad baja y carácter alotrófico. Esta última característica hace que la disponibilidad de alimento de diferentes tipos no sea un limitante, como pudo constatarse por la cantidad de hojarasca finamente particulada y gruesa que se presentaba en las redes.

2. Como el tiempo de exposición de la red fue de 12 horas continuas, pudo ocurrir lo que Culp *et al.* (1994) denominaron 'colmatación' de la red, que puede conducir a la formación de ondas

estacionarias, asociadas a menudo con una disminución en la eficiencia de filtración y en la subestimación de las tasas de deriva (Waters, 1968; Allan y Russek, 1985). Debido a lo anterior, un procedimiento común consiste en dejar las redes el tiempo suficiente para evitar su taponamiento, aspecto que no fue hecho en esta investigación. El tiempo de duración escogido para cualquier estudio dependerá entonces de varios factores claves, que incluyen la densidad de deriva, la duración del muestreo y la apertura de la red (Culp *et al.*, 1994). Según Allan y Russek (1985), tiempos de exposición de las redes mayores de una hora probablemente conducen a la colmatación de los poros de la malla con material particulado.

La investigación de Culp *et al.* (1994) demostró que la relación entre la duración del muestreo y la densidad de deriva tiende a ser curvilínea y negativamente asintótica, es decir, que llega un momento en que la densidad de deriva, después de disminuir progresivamente, se torna independiente de la duración y, por tanto, del volumen.

3. Según Waters (1962), en los lugares de muestreo donde se presentan charcos y planos, éstos pueden servir como zonas deposicionales de organismos derivadores, actuando como un freno que impide o disminuye el transporte río abajo. En la estación de muestreo escogida se presentan estas condiciones.

4. En los cuerpos de agua en donde los peces comedores de organismos derivadores están ausentes, la deriva puede ser aperiódica. Según Flecker (1992) y Allan (1995), este tipo de peces no se presentan en las partes altas de los Andes. Colectas realizadas en esta zona (Instituto Mi Río, 1997) no presentaron peces de este tipo, por lo que se espera que no haya huídas ni derivas accidentales. En conclusión, no puede considerarse que la deriva que se dio fue como respuesta al riesgo de predación por peces, lo cual determina, en buena parte, la deriva nocturna.

5. El modelo de producción-compensación (Waters, 1961) asume que la deriva representa un exceso en la producción, superior a la capacidad de carga del sustrato. Se espera que la deriva sea baja cuando las poblaciones presenten abundancias por debajo de la capacidad de carga y que se aumente cuando las abundancias poblacionales se aproximen o excedan los recursos alimentarios necesarios para su

sustento. En la zona de muestreo, de acuerdo con los resultados obtenidos, podría pensarse que las abundancias de algunas de las poblaciones presentes no exceden la capacidad de soporte del medio, por lo que la deriva ocurrida puede ser aperiódica.

Al no existir diferencias significativas entre las densidades diurna y nocturna se podría asumir que la deriva presentada fue posiblemente de tipo conductual pasiva, es decir, como resultado de la actividad orgánica (Brittain y Eikeland, 1988). Sin embargo, no debe descartarse la influencia de los demás tipos de deriva en los resultados obtenidos.

En las figuras 6A y 6B se muestran las curvas de importancia numérica de macroinvertebrados derivadores obtenidas para los periodos diurno (A) y nocturno (B). La densidad total en el nocturno fue 973.8 ind./m³, o sea 1.5 veces mayor que la del diurno (649.3 ind./m³). El género *Anacroneturia* fue el organismo dominante en este periodo (20%), mientras que en el nocturno lo fue *Macrelmis* (15%), que presentó una ligera dominancia sobre *Anacroneturia* (14%).

La estructura de la comunidad en ambos periodos fue bastante similar, como puede constatarse al observar los valores de los índices ecológicos que acompañan dichas gráficas (figs. 5A y 5B).

Ya que no se tienen valores de referencia para el fenómeno estudiado en la zona de muestreo, los resultados obtenidos se analizaron con base en la equidad. Se optó por esta alternativa debido a que este estadístico es una medida de dispersión relativa de la diversidad respecto a un valor teórico: la diversidad máxima que el sistema estudiado puede alcanzar bajo las condiciones de muestreo actuales. Los valores de la equidad media en ambos casos fueron bastante altos y correspondientes al 82% y 78% de la media de la diversidad máxima teóricamente posible (2.79 nat/ind para el periodo diurno y 2.77 nat/ind para el nocturno); consecuentemente, los valores de diversidad en ambos periodos (2.33 nat/ind en el diurno y 2.16 nat/ind en el nocturno) pueden considerarse altos. Incluso podría hablarse de que los déficits de diversidad fueron mínimos (- 0.5 nat/ind para el periodo diurno y 0.8 nat/ind para el nocturno). Por ello, los valores de dominancia fueron bajos en ambos casos y los déficits de dominancia bastante altos (-0.89 y 0.85, respectivamente).

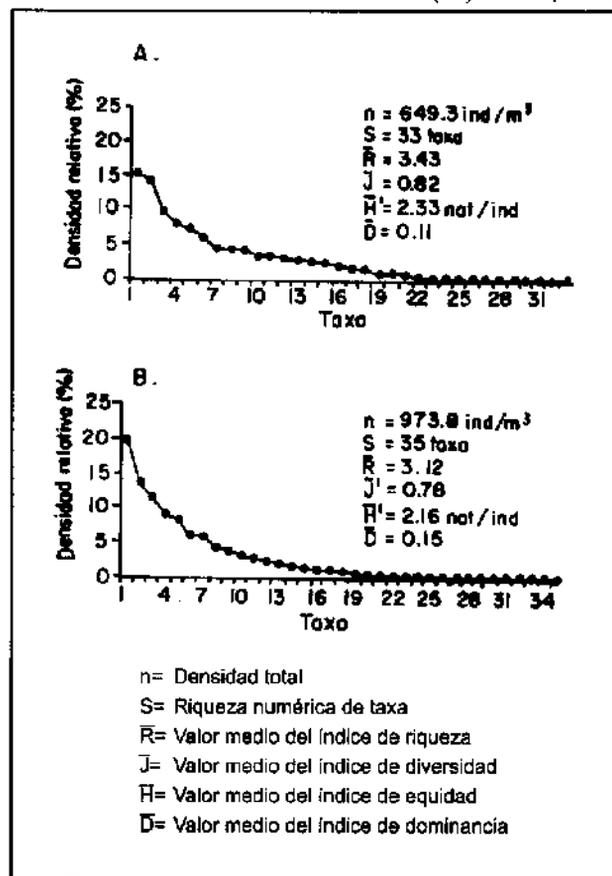


Figura 6. Río Medellín, zona de ritral. Curva de importancia numérica de los macroinvertebrados derivadores. (A) Periodo diurno. (B) Periodo nocturno.

Parece ser que cualquier miembro de la macrofauna acuática puede ser transportado alguna vez en la deriva, pero algunos taxa son particularmente comunes. Entre los insectos, muchos de los Ephemeroptera, algunos Diptera (especialmente Simuliidae) y algunos Plecoptera y Trichoptera son componentes de la deriva, al menos en ríos de zona templada.

En esta investigación, de los ocho órdenes encontrados sólo los Trichoptera presentaron una mayor densidad de deriva nocturna. Esta densidad fue aproximadamente 1.5 veces mayor que en el día. Igual comportamiento presentaron los Plecoptera. Los Coleoptera, Diptera y Ephemeroptera presentaron aproximadamente la misma densidad de deriva en ambos periodos (figs. 7A y 7B).

De los Plecoptera sólo el género *Anacroneturia* está presente en la zona de muestreo. Éste es uno de los organismos de mayor tamaño en la deriva y de los que tienen mayor éxito reproductivo en la zona de ritral del río Medellín. Debido a lo anterior, los

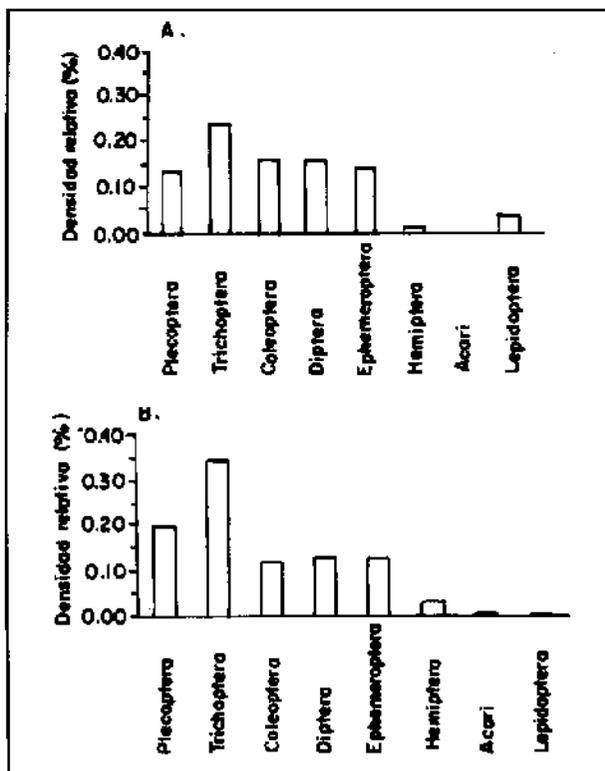


Figura 7. Río Medellín, zona de ritral. Curva de importancia numérica para los órdenes de macroinvertebrados derivadores en los periodos diurno (A) y nocturno (B).

componentes de esta población presentan una alta densidad (como se informa más adelante), superior quizás a la capacidad de soporte del sustrato. Como consecuencia, presentarán densidades altas de deriva.

En la zona de ritral del río Medellín, los organismos de los órdenes Trichoptera y Plecoptera son los taxa dominantes, aspecto que concuerda con la calidad del agua encontrada en esta zona (Instituto Mi Río, 1997). Por lo anterior, la deriva nocturna de los organismos de estos grupos no es sorprendente, ya que sus actividades de forrajeo y el escape de los posibles predadores (principalmente *Corydalis*, del orden Megaloptera) facilitarían el transporte río abajo.

Según Allan (1995), muchos de los Chironomidae (sobre todo los de menor tamaño) son aperiódicos. El mismo autor informa que los Ephemeroptera, algunos Diptera, Plecoptera y Trichoptera son organismos derivadores por excelencia.

La prueba de Mann-Whitney aplicada a las densidades medias por género y por periodos,

mostró que de los 16 taxa más frecuentes, el género *Marilia* del orden Trichoptera fue el único que presentó diferencias significativas en su densidad de deriva ($p=0.021$), siendo ésta mayor en la noche; por ello puede decirse que derivó preferencialmente en este periodo.

Se observaron además taxa del periodo diurno (Glossosomatidae, *Oecetis* y Chironomidae), que fueron menores en número que los del nocturno (*Alluaudomia*, *Moribaetis*, *Hexatoma*, *Tipula*, *Curculionidae*, *Odontomia* y *Hemerodromia*). Estos últimos pertenecieron casi en su mayoría al orden Diptera. Todos los organismos mencionados presentaron densidades bajas de deriva y posiblemente muchos de ellos descendieron asociados a la hojarasca encontrada en las redes, ya que los flujos ligeramente incrementados tienden a aumentar la acumulación de hojas caídas que conforman el hábitat de muchas especies de insectos. Los demás taxa presentes derivaron indistintamente en uno u otro periodo.

Waters (1962) anotó que ligeros incrementos en la velocidad tendrían un efecto marcado sobre las larvas de algunos Diptera asociados a la película superficial y a áreas húmedas cerca de las orillas.

Nótese que entre los organismos encontrados no hay ninguno que pertenezca al orden Odonata, los cuales no se presentan en la deriva por ser nadadores fuertes (Anderson y Lehmkuhl, 1968). Según los mencionados autores, muchos taxa del orden Plecoptera presentarían la misma conducta, hecho que no concuerda con lo obtenido en esta investigación. Anderson y Lehmkuhl (1968) informan, además, que en la deriva se presentarían pocas formas sedentarias de Trichoptera, lo cual tampoco se observó en el presente trabajo, ya que los géneros derivadores de este orden fueron en su mayoría formas sedentarias.

Relación de la densidad de deriva con las variables climáticas y físicas

De estas variables ni las fases lunares ($p=0.90$), ni la pluviosidad ($p=0.45$), ni la temperatura del agua ($p=0.90$) influyen significativamente en las variaciones de la densidad de deriva.

Müller (1965) encontró que un nivel de luz de 5 lux mantenido durante la noche suprime totalmente la

deriva; niveles de 1 y 2 lux no impiden un pico nocturno, pero lo reducen entre 5 y 10 veces. Anderson (1966) encontró que el brillo lunar (aproximadamente 0.2 lux) puede o no suprimir la deriva. En general, se considera que los niveles de lux superiores a 1 reducen sustancialmente la deriva.

Los sólidos totales ($p=0.047$) resultaron positivamente asociados a los cambios diurnos en la densidad de deriva. Esto se debió quizás a que durante el periodo de muestreo, por el fenómeno del Niño, el río presentaba volúmenes de agua bajos, lo que concentró el material particulado presente. Estos últimos pueden incidir en la posibilidad de desprendimiento del sustrato y de arrastre río abajo por la corriente, aunque ésta presente valores bajos. Sin embargo, dado que los sólidos se encuentran asociados a disminuciones en la turbidez que a su vez afectan la penetración de luz, deberían haber influido negativamente en la deriva.

Las variaciones del caudal resultaron negativamente asociadas a la densidad de deriva en el periodo nocturno ($p = 0.0030$). Este hecho ocasionó la aperiodicidad de la deriva, ya que durante la noche la

densidad de deriva disminuyó cuando se incrementó el caudal. Esta disminución pudo deberse a que los macroinvertebrados se confinan bajo el sustrato para protegerse de la deriva cuando el flujo se incrementa. Cuando la corriente disminuye, los animales son más activos y no se confinan bajo el sustrato por mucho tiempo. Bajo estas condiciones están más sujetos a 'accidentes' y a la consecuente deriva (Allan, 1995).

Las poblaciones de macroinvertebrados asociadas a sustratos arenosos sufrirán mayormente los efectos de la descarga incrementada, mientras que aquellas asociadas a sustratos rocosos sufrirán menos (Brittain y Eikeland, 1988). El efecto negativo del flujo en la zona de estudio puede entonces ser explicado de esta manera, ya que la zona de ritual presenta generalmente sustratos de este último tipo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Instituto Mi Río por el apoyo económico concedido para relanzar la presente investigación. Igualmente a Omaira Sierra por su ayuda desinteresada en las labores de campo.

REFERENCIAS

- Allan JD. 1978. Trout predation and the size composition of stream drift. *Limnol Oceanogr* 23: 1231-1237.
- Allan JD. 1995. *Stream ecology. Structure and function of running waters*. London, Chapman and Hall.
- Allan JD, Russek E. 1985. The quantification of stream drift. *Can J Fish Aquat Sci* 42: 210-215. En: Allan JD (ed). 1995. *Stream Ecology. Structure and function of running waters*. London, Chapman and Hall.
- Anderson NH. 1966. Depressant effect of moonlight on activity of aquatic insects. *Nature* 209: 319-320.
- Anderson NH, Lehmkuhl DM. 1968. Catastrophic drift of insects in a woodland stream. *Ecology* 49: 198-206.
- Bishop JE, Hynes HB. 1969. Downstream drift of the invertebrate fauna in a stream ecosystem. *Arch Hydrobiol* 66: 56-90.
- Botero G. 1963. Contribución al conocimiento de la geología de la zona central de Antioquia. En: *Anales de la Facultad de Minas* 57, Medellín.
- Brittain JE, Eikeland TJ. 1988. Invertebrate drift. A review. *Hydrobiology* 166: 77-93.
- Cowell B, Corew WC. 1976. Seasonal and diel periodicity in the drift of aquatic insects in a subtropical Florida stream. *Freshwat Biol* 6: 587-594.
- Culp JM, Scrimgeour GJ, Beeres CE. 1994. The effect of sample duration on the quantification of stream drift. *Freshwat Biol* 31: 165-173.
- Dendy JS. 1944. The fate of animals in stream drift when carried into lakes. *Ecol Monogr* 14: 333-357.
- Elliot JM. 1967a. Invertebrate drift in a Dartmoor stream. *Arch Hydrobiol* 63: 202-237.
- Elliot J M. 1967b. The life histories and drifting of the Plecoptera and Ephemeroptera in a Dartmoor stream. *J Animal Ecol* 36: 343-361.

- Empresas Públicas de Medellín. 1982. Monografía del río Medellín. Medellín.
- Flecker AS. 1992. Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: evidence from neotropical streams. *Ecology* 73: 438-448.
- Hynes JD. 1975. Downstream drift of invertebrates in a river in southern Ghana. *Freshwat Biol* 5: 515-532.
- IGAC. 1979. Estudios de suelos de Antioquia 1: 256-327.
- Instituto Mi Río. 1996. Guía ecológica y ambiental. Medellín, pp. 1-30.
- Instituto Mi Río. 1997. Aspectos biológicos y fisicoquímicos del río Medellín. Medellín.
- Margalef R. 1958. Information theory in Ecology. *Gen System* 3: 36-71.
- Moon HP. 1940. An investigation of the movements of fresh-water invertebrates faunas. *J Animal Ecol* 9: 76-83.
- Müller K. 1954. Investigations on the organic drift in north swedish streams. *Rep Inst Freshwat Res Drottningholm* 35: 133-148.
- Müller K. 1965. Interpretation of invertebrate drift in streams. *Ecology* 46: 327-334.
- Needham PR. 1928. A quantitative study of the fish supply in selected areas. New York Conserv. Dept., Suppl. to 17th Ann. Rept. 192-206. En: Anderson NH, Lehmkuhl DM (eds.). 1968. *Catastrophic drift of insects in a woodland stream*. *Ecology* 49: 198-206.
- Pielou EC. 1975. *Ecological diversity*. Wiley, New York.
- Reisen W, Prins R. 1972. Some ecological relationships of the invertebrate drift in praters creek, Pickens County, South Carolina. *Ecology* 53: 876-884.
- Schreiber ESG. 1995. Long term patterns of invertebrate stream drift in an australian temperate stream. *Freshwat Biol* 33: 13-25.
- Sagar PM, Glova GJ. 1992. Invertebrate drift in a large, braided New Zealand river. *Freshwat Biol* 27: 405-416.
- Shannon CE, Weaver W. 1949. *The mathematical theory of information*. The University of Illinois Press, Urbana.
- Simpson EH. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- Tanaka H. 1960. On the daily change of benthic animals in streams, especially on the types of daily change observed in taxonomic groups of insects. Fisheries Agency, Tokyo Bull. Freshwater Fisheries Res. Lab. 9: 13-24. En: Minshall GW, Winger PV (eds.). 1968. *The effect of reduction in stream flow on invertebrate drift*. *Ecology* 49: 580-582.
- Turcotte P, Harper PP. 1982. Drift patterns in a high andean stream. *Hydrobiologia* 89: 141-151.
- Urrego A, Ramírez JJ. 1998. Cambios diurnos de variables físicas y químicas en la zona de ritual del río Medellín, Colombia. (Sometido a *Caldasia*).
- Waters TF. 1961. Standing crop and drift of stream bottom organisms. *Ecology* 42: 532-537.
- Waters TF. 1962. Diurnal periodicity in the drift of stream invertebrates. *Ecology* 43: 316-320.
- Waters TF. 1965. Interpretation of invertebrate drift in streams. *Ecology* 46: 327-334.
- Waters TF. 1968. Diurnal periodicity in the drift of a day-active stream invertebrate. *Ecology* 49: 152-156.